第37卷 第6期
2020年11月

干 旱 区 研 究
ARID ZONE RESEARCH

Vol. 37 No. 6
Nov. 2020

洪水漫溢对塔里木河中游天然胡杨林叶渗透调节物质及抗氧化酶活性的影响

王新英[1,2]， 史军辉[1,2]， 刘茂秀[1,2]， 白丽丽[1,2]， 艾吉尔·阿不拉[1,2]

（1. 新疆林业科学院，新疆 乌鲁木齐 830046；
2. 新疆塔里木河胡杨林生态系统国家定位观测研究站，新疆 乌鲁木齐 830046）

摘 要：以塔里木河流域中游季节性洪水漫溢的天然胡杨林为研究对象，以野外原位采样的方法研究胡杨林在洪水漫溢条件下叶渗透调节物质及抗氧化酶活性的变化特征，为初步研究天然胡杨林耐水淹生理机制提供科学依据。结果表明：（1）洪水漫溢初期（8 d），胡杨叶中Na^+含量、K^+含量、游离脯氨酸（Pro）含量、可溶性糖（SS）含量及超氧化物歧化酶（SOD）活性降低，而Cl^-含量、可溶性蛋白（SP）含量、过氧化物酶（POD）及过氧化氢酶（CAT）活性提高，说明在洪水漫溢初期，胡杨通过增加Cl^-、SP等渗透调节物质含量来维持叶片渗透势，同时通过提高POD和CAT酶活性来清除由水淹胁迫而积累的活性氧，共同提高植物抗性；（2）随着洪水漫溢时间的延长（18 d），胡杨叶中K^+含量、Cl^-含量、SS含量、SP含量、SOD活性等均增加，而Na^+含量、Pro含量、POD活性及CAT活性均降低，说明随着水淹胁迫的加剧，植物通过增加K^+、SS、SP含量及提高SOD活性来增强抗逆性；（3）随着洪水漫溢时间的进一步延长（35 d），胡杨叶中Na^+在叶组织中含量增加，而SS含量、SOD活性、POD活性及CAT活性均降低，但与洪水漫溢前含量相当。综上所述，胡杨在洪水漫溢的水淹逆境下，通过渗透调节物质与抗氧化酶系统共同增强植物抗性。渗透调节物质中，Na^+、K^+和SP在胡杨整个洪水漫溢过程中发挥了重要的渗透调节作用，而Cl^-与SS主要在漫溢初、中期发挥作用，维持叶片液泡渗透势平衡。在抗氧化酶系统中，洪水漫溢前期，POD与CAT在清除胡杨叶中受胁迫而积累的活性氧自由基中发挥重要作用，SOD则在洪水漫溢末期发挥了较强清除作用。

关键词：胡杨；洪水漫溢；渗透调节物质；抗氧化酶活性；塔里木河

水淹是植物遭受的主要的非生物胁迫之一[1]。水淹在全世界许多生态系统中存在，其典型特征是周期性或长期的处在厌氧或缺氧状态，在电子传递水平上干扰植物正常的呼吸作用，严重影响植物的生长[2]。水淹胁迫对植物的影响是多方面的，其中对细胞的膜系统及其功能的影响是一个重要方面[3]。植物长期处于水淹胁迫下，活性氧的形成和清除之间的平衡受到破坏，体内分子态氧还原成有毒的活性氧自由基如超氧阴离子自由基（O_2^-）、单线态氧（$^1O_2$）、羟氧基（OH·）和过氧化氢（H_2O_2）等并在细胞内积聚引发膜脂过氧化反应[4]。为抵御水淹胁迫条件下，活性氧自由基发生一系列生理生化和形态特征变化，植物细胞会通过调节渗透物质的含量来保持渗透势的平衡，细胞内各种抗氧化酶活性增加等来适应水淹环境，保证在水淹条件下的生命活动。许多植物在逆境胁迫下会在体内积累大量渗透调节物质，通过渗透调节和渗透保护来适应逆境条件[5-6]。常见的生物体累积的渗透调节物质主要包括SP、Pro和SS等有机溶质，还有一些无机离子（Na^+, K^+和Cl^-）及有机小分子物质的转运、累积和区隔化分布在维持细胞的渗透压的平衡过程中发挥了重要的作用[7]。不同的渗透调节物质在应对逆境胁迫响应下累积状况不同，其保护细胞的功能也有较大差异。为了抵御水淹胁迫条件下的活性氧自由基的毒害作用，植物通常会通过自身的抗氧化酶系统和抗氧化剂（如SOD、POD和CAT）形成一个完整的防氧化链，清除过剩的自由基增强植物的抗逆性[8]。抗氧化酶在保护细胞膜正常代谢、控制

收稿日期：2020-03-19； **修订日期**：2020-06-18
基金项目：自治区科研机构创新发展专项（2016D0403）；自治区公益性科研院所科研业务基本费专项（KY2019047）
作者简介：王新英（1981-），女，副研究员，硕士，研究方向为荒漠生态环境及植物逆境生理. E-mail: xjauwxy@126.com

膜脂过氧化、清除超氧自由基方面起重要作用[9]。因此，植物在逆境下会协同抗氧化酶系统保护作用与渗透调节作用来增强植物抗逆性，保护植物正常生长[10]。目前，对水淹胁迫下的植物形态、植物的细胞膜系统及功能、植物水势特征、光合作用及生理生化响应研究较多[11-16]，但多集中于室内模拟实验及农作物，而野外原位测定乔木在洪水长期漫溢下植物渗透调节物质和抗氧化酶系统的变化特征研究较少。

胡杨(*Populuse euphartica*)为杨柳科杨属(*Populuse*)，是杨属中最古老、最原始的一个亚属，主要分布在亚洲中西部、北非和欧洲南部干旱荒漠地区，是干旱荒漠地区非常重要的植物资源，是典型的潜水旱生至中生植物，也是荒漠和半荒漠地区唯一可形成森林的乔木树种[1]，对分布区域的生态环境改善发挥了关键作用。胡杨是典型的荒漠河岸林，塔里木河流域分布着世界上面积最大的天然胡杨林。夏季塔里木河上游高山冰雪消融，洪水注入河道，使河道两岸的天然胡杨林处于水淹环境下，具有明显的季节性洪水漫溢过程。近年来，对胡杨在干旱胁迫和盐胁迫下的生理生化特征的研究较多[17-20]，但在洪水漫溢的水淹条件下的胡杨生理适应机制研究鲜见报道。本文以塔里木河流域河岸林胡杨为研究对象，以典型的季节性洪水漫溢过程中的水淹胁迫为主导因子，研究胡杨在水淹胁迫下渗调节物质及抗氧化酶活性的生理响应，为揭示胡杨在季节性洪水漫溢条件下的生理适应机制提供理论基础，以期为塔里木河流域胡杨生态系统恢复及生态输水工程的科学实施提供重要依据。

1　研究区概况

研究区位于新疆塔里木河流域中游轮台县胡杨公益林区。该区域属暖温带大陆性干旱气候，光热资源丰富，年平均日照2574 h，无霜期218 d，年平均气温为10.6 ℃，极端最高气温40.1 ℃，最低气温为−25.5 ℃；降雨稀少，多年平均降水量52.5 mm，但蒸发强烈，年平均蒸发量1085 mm。该区域全年盛行东北风，平均风速7.6 $m\cdot s^{-1}$，风沙浮尘天气较多。该区域乔木建群种为胡杨(*Populus euphratica*)，灌木主要有柽柳(*Tamarix ramosissima*)、铃铛刺(*Halimodendron halodeneron*)、琵琶柴(*Reaumuria songonica*)等，草本主要以芦苇(*Phragmites communis*)、芨芨草(*Achnatherum splendens*)、蒿草(*Kobresia myosuroides*)等为主。研究区土壤类型为风沙土。

2　研究方法

2.1　样地设置及样株选择

在塔里木河流域中游的轮台县胡杨林公益林区76林班5小班设置观测样地。观测样地规格为200 m×200 m。在观测样地中垂直塔里木河北侧防洪堤修建钢木构架监测平台。监测平台由1条主通道和5条分支通道组成，主通道距地面3.0 m，分支通道距地面5.5 m。观测平台通道宽约1.0 m，总长度100.0 m。在观测样方四周安装高2.5 m的网状围栏，防止无关人员及野生动物进入。在样地中标定长势良好、无病虫害的中龄林样株15株，作为观测对象。样株平均高度为7.5 m，平均胸径为8.2 cm，平均冠幅为2.4 m×2.6 m，分支通道分别通向不同的样株。2017年试验区来水时间为8月19日，10月初完全退水。

2.2　样品采集

于2017年洪水漫溢前(6月25日)、漫溢第8 d(8月26日)、漫溢第18 d(9月5日)和漫溢第35 d(9月22日)人工采集胡杨叶片样品。采样时，分别在样株东、南、西、北4个方向的上、中、下3个位置选择健康、无病虫害的叶片进行采集，每个方向上、中、下3个位置的样品混为一个样。将采集的样品分为2份，一份放入样品袋中，带回实验室杀青后烘干，另一份用铝箔纸包扎好放入液氮罐，带回实验室待检测使用。

2.3　测定指标及数据处理

植物Na^+、K^+采用火焰光度计法[21]、Cl^-采用明胶−乙醇水溶液保护剂法[22]、可溶性蛋白(SP)采用考马斯亮蓝G250染色法、游离脯氨酸(Pro)采用酸性茚三酮法、可溶性糖(SS)采用蒽酮法、超氧化物歧化酶(SOD)采用氮蓝四唑(NBT)法、过氧化物酶(POD)采用愈创木酚法、过氧化氢酶(CAT)采用高锰酸钾滴定法[23]。

洪水漫溢对胡杨生理生化指标影响的差异显著性检验($P<0.05$)采用SPSS 22.0中的单因素方差分析(One-way ANOVA)，采用Excel 2010作图。

3 结果与分析

3.1 洪水漫溢过程对天然胡杨林叶无机渗透调节物质的影响

随着洪水漫溢时间的延长，Na^+含量呈先下降后上升的变化趋势（图1）。胡杨林在洪水漫溢前Na^+的含量为3.01 g·kg^{-1}，洪水漫溢第8 d、18 d时胡杨叶Na^+含量较洪水漫溢前分别下降了12.93%、17.32 %。但随着洪水漫溢时间的延长，第35 d时胡杨Na^+含量增加到5.05 g·kg^{-1}，较洪水漫溢前增加了67.43 %，与洪水漫溢前、漫溢初期（8 d）、漫溢中期（8 d）差异显著（P<0.05）。

就整个洪水漫溢过程而言，胡杨叶K^+含量在洪水漫溢前最高，随着洪水漫溢胡杨林时间的延长（8 d、18 d、35 d），分别较漫溢前下降了23.80%、18.97%、17.36%，各时期胡杨叶K^+含量之间差异不显著（P>0.05）。但在洪水漫溢期，胡杨林叶K^+含量随着洪水漫溢时间的延长而呈现增加的趋势，洪水漫溢中期（8 d）、末期（35 d）较漫溢初期分别增加了6.34%、8.45%。

洪水漫溢下的胡杨叶Cl^-含量显著高于洪水漫溢前的含量（P<0.05）。随着洪水漫溢时间的延长（8 d、18 d、35 d），胡杨叶Cl^-含量较洪水漫溢前分别增加了98.15%、113.45%和90.23%。在洪水漫溢期，胡杨叶Cl^-含量在漫溢第18 d最高。

3.2 洪水漫溢过程对天然胡杨林叶有机渗透调节物质的影响

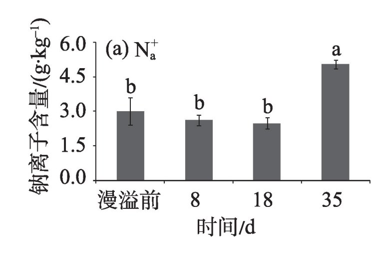
经方差分析表明（图2），洪水漫溢前及漫溢第18 d胡杨叶SS含量显著高于洪水漫溢第8 d及第35 d（P<0.05）。洪水漫溢第8 d胡杨叶SS含量显著减低，较洪水漫溢前降低了25.06%；随着漫溢时间的延长，SS含量迅速增加，胡杨叶中SS含量达到了9.81%；在漫溢第365 d时，胡杨叶SS含量下降至与漫溢第8 d时相当。

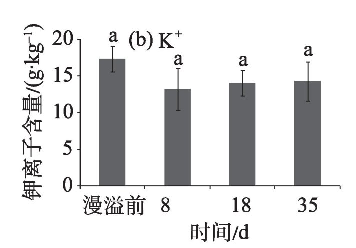
胡杨叶Pro含量在洪水漫溢前显著高于洪水漫溢后（P<0.05）。随着洪水漫溢时间的延长，胡杨叶片中Pro含量逐渐降低，漫溢第35 d降到最低。漫溢后第8 d、18 d及35 d胡杨叶片Pro含量分别仅为洪水漫溢前的35.56%、36.54%和21.12%。

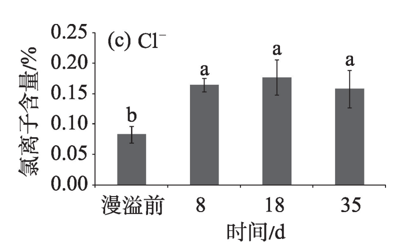
洪水漫溢过程中，胡杨叶SP含量变化趋势与Pro含量相反。洪水漫溢前，胡杨叶SP含量与洪水漫溢后差异显著（P<0.05），显著低于洪水漫溢后。洪水漫溢后，SP含量随着漫溢时间的延长而增加，其中漫溢第8 d、第18 d与漫溢第35 d差异显著（P<0.05），而第8 d与第18 d之间差异不显著。

3.3 洪水漫溢过程对天然胡杨林叶抗氧化酶活性的影响

由图3可知，洪水漫溢前胡杨叶SOD活性显著



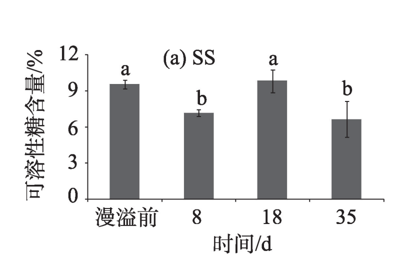


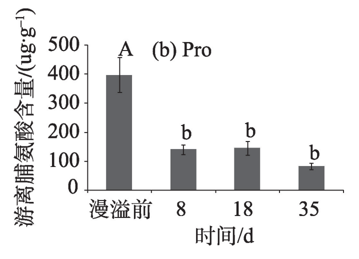


注：不同小写字母表示处理间差异显著，P<0.05。下同。

图1 洪水漫溢对胡杨叶片无机渗透离子含量的影响

Fig. 1 The effect of flood overtopping on the content of inorganic osmotic in *Populuse euphartica* leaveas





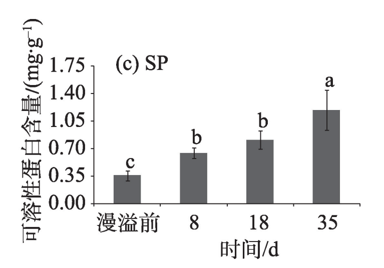


图2 洪水漫溢对胡杨叶片有机渗透物质含量的影响

Fig. 2 The effect of flood overtopping on the content of organic osmotic matter in *Populuse euphartica* leaveas

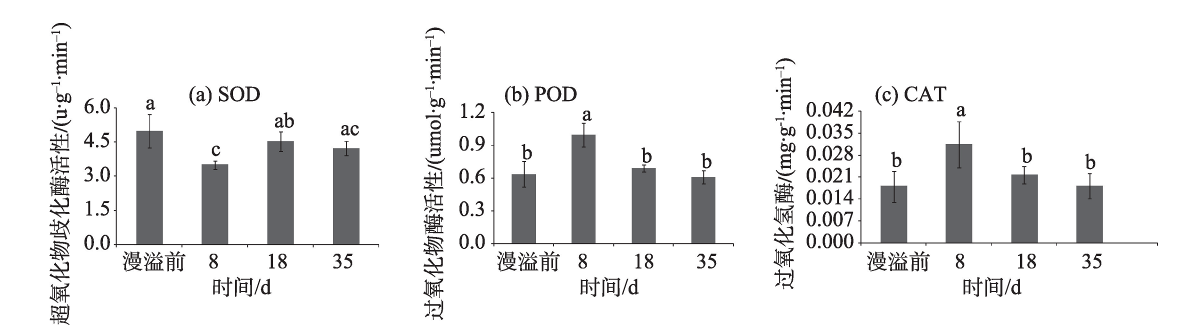


图3　洪水漫溢对胡杨叶片抗氧化酶活性的影响

Fig. 3　The effect of flood overtopping on antioxidant enzyme activities in *Populuse euphartica* leaveas

高于洪水漫溢初期(P<0.05)，在洪水漫溢第8 d时SOD活性较洪水漫溢前降低了29.66%。但随着洪水漫溢时间的延长SOD活性又开始升高。在洪水漫溢18 d时，胡杨SOD活性与洪水漫溢前大致持平。在洪水漫溢35 d时，SOD活性又呈现下降的趋势。

胡杨叶抗氧化系统中的POD、CAT活性在洪水漫溢过程中变化趋势较为一致，均呈现先增加后降低的变化趋势，洪水漫溢第8 d时胡杨叶中POD 、CAT活性均显著高于其他时期(P<0.05)。随着洪水漫溢时间的延长，胡杨叶中POD、CAT活性逐渐降低。洪水漫溢第35 d时，胡杨叶中POD、CAT活性与洪水漫溢前相当，分别较第8 d分别下降了39.11%和41.99%。

4　讨 论

渗透调节物质和抗氧化系统被认为是植物应对逆境的一种适应和保护机制。大量研究显示，植物在逆境环境下会主动合成、积累有机物(Pro、SS和SP等)和无机离子(Na^+、K^+和Cl^-)及一些小分子物质，通过渗透调节和渗透保护及抗氧化系统来适应逆境条件[7,24]，植物抗氧化酶的表达量和渗透调节物质的积累量与植物对逆境胁迫的抗性密切相关[25]。

4.1　洪水漫溢下胡杨叶片渗透调节的响应

渗透调节是荒漠植物适应环境胁迫的主要生理作用之一[26]。当植物遭受水淹时，受到低氧胁迫，在低氧环境下呼吸作用受到抑制直接影响植物的能量供应[27]。本研究结果显示，在水淹初期，胡杨叶片SS含量较低，胡杨为了维持生存所需要的能量，可能通过消耗储存的糖，通过体内糖酵解过程缓解低氧胁迫下的能量危机，为自身提供三磷酸腺苷(ATP)。随着胡杨对洪水漫溢环境适应(18 d)，胡杨组织细胞中SS含量显著提高，说明适宜的洪水漫溢时长有利于胡杨能量储备。随着洪水漫溢时间的进一步延长，在第35 d时，胡杨叶中SS含量较低(图2)，说明胡杨在长期水淹状态下低氧胁迫加剧。这可能由于长期水淹状态，水中的溶解氧达到饱和状态，造成植物供氧不足，胡杨组织体中的SS能力累积量显著降低。研究结果表明SS含量变化可以作为胡杨应对洪水漫溢胁迫反应的生理指标之一。

SP是一种重要的渗透调节物质。SP的积累在增强植物的抗寒、旱、盐碱及抗涝能力中发挥重要的作用[3]。近些年的研究发现，植物厌氧胁迫下会导致原来的蛋白质合成速率下降，同时产生某些新的蛋白或多肽[27]。本研究结果显示，胡杨在洪水漫溢缺氧状态下可诱导大量SP合成，胡杨叶片SP含量与洪水漫溢时间呈正相关。SP的积累有效提高了胡杨的耐水淹胁迫能力，增强了胡杨根际暂时缺氧下的生存能力。但目前，胡杨在洪水漫溢厌氧环境下诱导哪些蛋白质合成及表达尚不明确，有待进一步研究。

随着洪水漫溢，在水淹环境下胡杨根系由有氧呼吸转变为无氧呼吸。低氧胁迫下，ATP合成减少，造成主动运输的能量减少，同时由于阻止了根部内皮层形成水势梯度的离子运输体系，最终造成主动吸收的离子(N、P、K等)的吸收和运输也剧烈下降[28-29]。与洪水漫溢前相比，洪水漫溢初期胡杨叶组织中K^+含量降低(图1)。随着洪水漫溢时间的延长，洪水漫溢过程中溶解了土壤中的可溶性盐分，使土壤盐分的转移积聚作用也相伴发生；低氧条件进一步加剧，根细胞膜遭到破坏，K^+的主动流失，Na^+的吸收增加，而且由于能量供应不足，排钠泵作用

受阻，导致过多的Na^+进入植物体内，使植物体内Na^+含量上升[30]。本研究中，在洪水漫溢中、末期，胡杨叶片中Na^+迅速积累，这与对向日葵[31]、水稻[32]、芝麻等[33]在低氧胁迫下植物体内离子变化特征一致。大量积累的Na^+一部分与K^+共同作为渗透调节物质，调节胡杨细胞液泡的渗透势，维持细胞内膨压，提高植物耐胁迫能力，这与黄慧灵[34]对8种抗盐碱植物的研究、冯肖莉等[35]对盐穗木的研究结果一致。胡杨属于泌盐性植物，细胞拒盐性及液泡对盐分离子区隔化能力较强，可以将过多的Na^+区隔化在液泡中，最终通过叶片分泌出来[36]。本研究也表明大量积累的Na^+没有对植物体生理活动造成显著不良影响。因此，胡杨在长期水淹环境下，通过主动积累Na^+和K^+来提高细胞液浓度，降低细胞渗透势，提高细胞保水能力，维持植物正常生长。

游离脯氨酸(Pro)作为一种良好的有机渗透调节物质，以游离状态存在于植物体中。大量的研究表明，植物体内的脯氨酸含量与植物的抗逆性密切相关[37-39]。陈亚鹏等[40]研究结果表明，塔里木河流域胡杨受干旱胁迫反映在胡杨体内脯氨酸含量上，胡杨体内脯氨酸变化和差异表达了胡杨受干旱的程度，干旱程度越重，Pro含量越高。本研究中，Pro含量随着洪水漫溢时间的延长而下降，直至洪水漫溢长达35 d时，Pro含量仍维持在较低水平，且变化幅度较小，说明Pro在水淹条件下，并没有发挥重要的渗透调节作用。而Pro含量较低是由于胡杨在洪水漫溢下已具有较强的耐水淹适应机制，还是由于胡杨在水淹厌氧状态下植物体内Pro含量合成系统受损所致，还有待进一步深入研究。

4.2 洪水漫溢下胡杨叶片抗氧化酶系统的响应

植物在长期的进化过程中形成了复杂的抗氧化防御系统[5]。在一定胁迫范围内，植物体内的保护酶会积极启动抗氧化机制，清除过量的活性氧，保护膜系统[41]。植物的抗氧化酶系统主要有SOD、POD和CAT。SOD的主要作用是将超氧阴离子自由基快速歧化为过氧化氢(H_2O_2)和分子氧(O_2)[42]。POD催化由H_2O_2参与的各种还原剂的氧化反应，使H_2O_2还原成水而减小植物体内的氧化状态，保护细胞避免因H_2O_2累积而产生伤害[43]，CAT是清除H_2O_2的主要酶类，也可将其快速清除[44]。本研究显示，胡杨在洪水漫溢厌氧或缺氧的生长环境下，SOD、CAT和POD酶相互协调配合，清除过剩的自由基，增强其抗逆水平。大量研究表明，在水淹初期，敏感植物体内SOD等抗氧化酶活性会有所提高，这是植物对水淹的一种应激反应[45]。本研究中，在洪水漫溢初期(8 d)，胡杨叶中SOD活性虽然有所降低，但POD、CAT活性显著增强，说明胡杨也属于对水淹敏感的植物。随着漫溢时间的延长(18 d)，胡杨叶中SOD活性增强，将超氧阴离子自由基快速歧化为H_2O_2和O_2，然后由POD、CAT将产生的H_2O_2分解去除，从而使胡杨适应水淹逆境。但此时多余的活性氧对酶系统造成一定破坏，POD、CAT活性显著降低。随着水淹胁迫程度加剧(35 d)，胡杨叶组织细胞中累积大量的活性氧，SOD、CAT和POD酶活性均有所降低，造成这种现象的原因主要是长时间水淹胁迫导致抗氧化酶合成受阻[46-47]。在长期水淹环境下，胡杨细胞组织受到一定程度损伤，但仍在正常生长的生理承受范围内，仍可以通过抗氧化剂非酶系统的作用将过多的活性氧还原和清除，以维持植物正常生长。因此，胡杨在长期水淹胁迫下的抗氧化剂非酶系统作用机制有待进一步的研究。

5 结 论

在长期洪水漫溢条件下，胡杨处于低氧胁迫环境，通过增加胡杨叶中SS、SP、Na^+和K^+等有机及无机物质含量来提高细胞溶质浓度，维持细胞正常渗透势，以免损伤细胞。同时，胡杨体内的抗氧化酶系统中SOD、CAT和POD相互协调配合，在漫溢初期CAT和POD酶发挥主要作用，而漫溢末期SOD发挥主要作用，共同清除过剩的自由基，增强胡杨抗逆能力。本研究仅对长期洪水漫溢下胡杨叶生理生化指标变化特征进行了初步研究，对洪水漫溢下胡杨的生理、组织结构的适应机制还有待进一步深入研究，以期为塔里木河胡杨林生态系统恢复管理提供技术支撑。

参考文献(Reference)：

[1] 张云霞. 胡杨对初始低盐胁迫的响应机制与耐盐性研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2007. [Zhang Yunxia. The Response of *Populous euphratica* to Initial Salinity and the Relevance to Salt Tolerance[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2007.]

[2] 谭淑端, 朱明勇, 张克荣, 等. 植物对水淹胁迫的响应与适应[J]. 生态学杂志, 2009, 28(9): 1871-1877. [Tan Shurui, Zhu Min-

gyong, Zhang Kerong, et al. Response and adaption of plants to submergence stress[J]. Chinese Journal of Ecology, 2009, 28(9): 1871–1877.]

[3] 潘澜, 薛立. 植物淹水胁迫的生理学机制研究进展[J]. 生态学杂志, 2012, 31(10): 2662–2672. [Pan Lan, Xue Li. Plant physiological mechanisms in adapting to waterlogging stress[J]. Chinese Journal of Ecology, 2012, 31(10): 2662–2672.]

[4] Blokhina O, Virolainen E, Fageratedt K V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: A review[J]. Annals of Botany, 2003, 91: 179–194.

[5] Asha k, Paromita D, Asish K P, et al. Proteomics, metabolomics, and ionomics perspectives of salinity tolerance in halophytes[J]. Frontiers in Plant Science, 2015, 6: 1–20.

[6] 黄海霞, 连转红, 王亮, 等. 裸果木渗透调节物质和抗氧化酶活性对干旱的响应[J]. 干旱区研究, 2020, 37(1): 227–235. [Huang Haixia, Lian Zhuanhong, Wang Liang, et al. Response of osmotic regulation substances and antioxidant enzyme activity in leaves of *Gymnocarpos przewalskii* to drought[J]. Arid Zone Research, 2020, 37(1): 227–235.]

[7] 成铁龙, 李焕勇, 武海雯, 等. 盐胁迫下 4 种耐盐植物渗透调节物质积累的比较[J]. 林业科学研究, 2015, 28(6): 826–832. [Cheng Tielong, Li Huanyong, Wu Haiwen, et al. Comparison on osmotic accumulation of different salt-tolerant plants under salt stress[J]. Forest Research, 2015, 28(6): 826–832.]

[8] Jardim-Messeder D, Caverzan A, Rauber R, et al. Thylakoidal APX modulates hydrogen peroxide content and stomatal closure in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Environmental and Experimental Botany, 2018, 150: 46–56.

[9] 朱金方, 刘京涛, 陆兆华, 等. 盐胁迫对中国柽柳幼苗生理特性的影响[J]. 生态学报, 2015, 35(15): 5140–5146. [Zhu Jinfang, Liu Jingtao, Lu Zhaohua, et al. Effect of salt stress on physiological characteristics of *Tamarix chinensis* lour. seedlings[J]. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(15): 5140–5146.]

[10] 李阳生, 李绍清. 淹涝胁迫对水稻生育后期的生理特性和产量形状的影响[J]. 武汉植物学研究, 2000, 18(2): 117–122. [Li Yangsheng, Li Shaoqing. Effect of submergence on physiological indexes and yield component at reproductive stage in rice[J]. Journal of Wuhan Botanical Research, 2000, 18(2): 117–122.]

[11] 罗美娟. 红树植物桐花树幼苗对潮汐淹水胁迫的响应研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2012. [Luo Meijuan. Studies on the *Aegiceras corniculatum* Seedlings in Response to Simulated Tidal Flooding Stress[D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2012.]

[12] 樊菲菲, 袁位高, 李婷婷, 等. 水淹胁迫及排涝对榉树幼苗生长和生理特性的影响[J]. 浙江林业科技, 2018, 38(1): 62–68. [Fan Feifei, Yuan Weigao, Li Tingting, et al. Effect of water logging and drainage on growth and physiological properties of *Zelkova serrata*[J]. Zhejiang Forestry Science and Technology, 2018, 38(1): 62–68.]

[13] 张晓平, 方炎明, 陈永江. 淹涝胁迫对鹅掌楸属植物叶片部分生理指标的影响[J]. 植物资源与环境学报, 2006, 15(1): 41–44. [Zhang Xiaoping, Fang Yanming, Chen Yonghong. Effect of water logging stress on physiological indexes of *Liriodendron seedlings*[J]. Journal of Plant Resources and Environment, 2006, 15(1): 41–44.]

[14] 张静鸽, 田福平, 苗海涛, 等. 水分胁迫及复水过程4种牧草形态及其生理特征表达[J]. 干旱区研究, 2020, 37(1): 193–201. [Zhang Jingge, Tian Fuping, Miao Haitao, et al. Expression of morphological and physiological features of 4 forage species under water stress and re-watering process[J]. Arid Zone Research, 2020, 37(1): 193–201.]

[15] 夏斌, 刘莹, 胡尚春, 等. 水淹胁迫对虎尾草生理指标的影响[J]. 东北林业大学学报, 2019, 47(7): 31–36. [Xia Bin, Liu Ying, Hu Shangchun, et al. Physiological responses of *Chloris virgata* to different flooding stresses[J]. Journal of Northeast Forestry University, 2019, 47(7): 31–36.]

[16] 李娅, 曾波, 叶小齐, 等. 水淹对三峡库区岸生植物秋华柳(*Salix variegata* Franch.)存活和恢复生长的影响[J]. 生态学报, 2008, 28(5): 1923–1930. [Li Ya, Zeng Bo, Ye Xiaoqi, et al. The effects of flooding on survival and recovery growth of the riparian plant *Salix variegata* Franch. in three gorges reservoir region[J]. Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(5): 1923–1930.]

[17] 吴桂林, 蒋少伟, 周天河, 等. 不同地下水埋深胡杨与柽柳苗的水分利用策略比较[J]. 干旱区研究, 2016, 33(6): 1209–1216. [Wu Guilin, Jiang Shaowei, Zhou Tianhe, et al. Water use strategies of *Populous euphratica* and *Tamarix ramosissima* under different groundwater depths[J]. Arid Zone Research, 2016, 33(6): 1209–1216.]

[18] 郭振洁, 王芸, 何学敏, 等. 根施外源甜菜碱对胡杨幼苗叶片积累甜菜碱与耐盐特性的影响[J]. 干旱区研究, 2017, 34(4): 847–855. [Guo Zhenjie, Wang Yun, He Xuemin, et al. Effect ofroot-applied glycinebetaine on glycinebetaine accumulation and salinity tolerance of seeding of *Populous euphratica*[J]. Arid Zone Research, 2017, 34(4): 847–855.]

[19] 王利界, 周智彬, 常青, 等. 盐旱胁迫对灰胡杨(*Populus pruinosa*)幼苗生长和生理生化特性的影响[J]. 生态学报, 2018, 38(19): 7026–7033. [Wang Lijie, Zhou Zhibin, Chang Qing, et al. Growth, physiological and biochemical characteristics of *Populus pruinosa* seedlings under salt-drought stress[J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(19): 7026–7033.]

[20] 李端, 司建华, 张小由, 等. 胡杨(*Populus euphratica*)对干旱胁迫的生态适应[J]. 中国沙漠, 2020, 40(2): 17–23. [Li Duan, Si Jianhua, Zhang Xiaoyou, et al. Ecological adaptation of *Populus euphratica* to drought stress[J]. Journal of Desert Research, 2020, 40(2): 17–23.]

[21] 史瑞和. 土壤农化分析[M]. 北京: 农业出版社, 1998. [Shi Ruihe. Soil Agrochemical Analysis[M]. Beijing: China Agriculture Press, 1998.]

[22] 周强, 李萍, 曹金花, 等. 测定植物体内氯离子含量的滴定法和分光广度法比较[J]. 植物生理学通讯, 2007, 43(6): 1163–1166. [Zhou Qiang, Li Ping, Cao Jinhua, et al. Comparison on titration and tpectrophotometric methods for determination of chloride content in plants[J]. Plant Physiology Communication, 2007, 43(6):

1163-1166.]

[23] 邹琦. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000: 110-11, 129-130, 161-168. [Zou Qi. Plant Physiology Experiment Instruction[M]. Beijing: Agricultural Publishing House of China, 2000: 110-11, 129-130, 161-168.]

[24] 刘振英, 叶央芳, 李竹. 有机小分子渗透调节物质及其保护功能[J]. 生命科学, 2013, 25(4): 410-415. [Liu Zhenying, Ye Yangfang, Li Zhu. Low-molecular-weight organic osmolytes and their protective functions[J]. Chinese Bulletin of Life Sciences, 2013, 25(4): 410-415.]

[25] Eva S R, Maria del M R W, Begona B, et al. Antioxidant response resides in the shoot in reciprocal grafts of drought-tolerant and drought-sensitive cultivars in tomato under water stress[J]. Plant Science, 2012, 188 -189(3): 89-96.

[26] Cui Y N, Xia Z R, Ma Q, et al. The synergistic effects of sodium and potassium on the xerophyte *Apocynum venetum* in response to drought stress[J]. Plant Physiology Biochemistry, 2019, 135: 489-498.

[27] 施美芬, 曾波, 申建红, 等. 植物水淹适应与碳水化合物的相关性[J]. 植物生态学报, 2010, 34(7): 855-866. [Shi Meifen, Zengbo, Shen Jianhong, et al. A review of the correlation of flooding adaptability and carbohydrates in the plants[J]. Chinses Journal of Plant Ecology, 2010, 34(7): 855-866.]

[28] Huang S, Greenway H, Colmer T D. Responses of coleoptiles of intact rice seedings to anoxia: K^+ net uptake form the external solution and translocation form the caryopses[J]. Annals of Botany, 2003, 91 : 271-278.

[29] Vartapetian B B, Andreeva I P, et al. Funcation election microscopy in studies of plant response and adaptation to anaerobic stress [J]. Annals of Botany, 2003, 91: 155-172.

[30] 陆景陵. 植物营养学[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2003. [Lu Jingling. Plant Nutrition[M]. Beijing: The Publishment of China Agricultural University, 2003]

[31] Gibbs J, Turner D W, Armstrong W, et al. Response to oxygen deficiency in primary maize roots. I. Development of oxygen deficiency in the stele reduces radial solute transport to the xylem[J]. Australian Journal Plant Physiology, 1998, 25(6): 745-758.

[32] 苏玲, 林咸永, 幸永松, 等. 水稻土淹水过程中不同土层铁形态的变化及对磷吸附解特性的影响[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2001, 27(2): 124-128. [Su Ling, Lin Xianyong, Xing Yongsong, et al. Effects of the flooding on iron transformation and phosphorus adsorption-desorption properties in different layers of the paddy soils[J]. Journal of Zhejiang University (Agriculture and Life Sciences Edition), 2001, 27(2): 124-128.]

[33] 王文泉, 张福锁, 郑永战, 等. 厌氧胁迫下芝麻不同耐渍基因型形态、生理及矿质元素变化的比较研究[J]. 应用生态学报, 2002, 13(4): 421-424. [Wang Wenquan, Zhang Fusuo, Zheng Yongzhan, et al. Comparison of morphology, physiology and mineral element contents among genotypes of sesame with different tolerance to waterlogging under anaerobic condition[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2002, 13(4): 421-424.]

[34] 黄慧灵. 八种抗碱盐生植物适应盐碱生境的渗透调节和离子平衡机制对比[D]. 长春: 东北师范大学, 2011. [Huang Huiling. Comparison of Osmoregulation and Ion Balance Strategies of Eight Species of Alkali-Resisitant Halophytes During Adaption to Salt-Alkalinized Habitat[D]. Changchun: Northeast Normal University, 2011.]

[35] 冯肖莉, 樊寿德, 周莲洁, 等. 苗期盐穗木在不同盐浓度处理下的渗调和抗氧化系统[J]. 干旱区研究, 2018, 35(5): 1118-1128. [Feng Xiaoli, Fan Shoude, Zhou Lianjie, et al. Osmotic and antioxidant system in *Halostachys caspica* seedlings under salt stress[J]. Arid Zone Research, 2018, 35(5): 1118-1128.]

[36] 王新英, 史军辉, 刘茂秀. NaCl胁迫对胡杨和新疆杨幼苗体内K^+、Na^+和Cl^-分布的影响[J]. 中国沙漠, 2013, 33(1): 126-132. [Wang Xinying, Shi Junhui, Liu Maoxiu. Effect of NaCl stress on K^+、Na^+ and Cl^- allocation in different organs of *Populus euphratica* and *Populus bolleana* Lauche seedlings[J]. Journal of Desert Research, 2013, 33(1): 126-132.]

[37] 赵福庚, 刘友良. 胁迫条件下高等植物体内脯氨酸代谢及调节的研究进展[J]. 植物学通报, 1999, 16(5): 540-546. [Zhao Fugeng, Liu Youliang. Advances in study on metabolism and regulation of proline in higher plants under stress[J]. Chinese Bulletin of Botany, 1999, 16(5): 540-546.]

[38] 宋士伟, 焦德志, 陈旭, 等. 野大麦对干旱胁迫的生理响应与转录组分析[J]. 干旱区研究, 2019, 36(4): 909-915. [Song Shiwei, Jiao Dezhi, Chen Xu, et al. Physiological response and transcriptome of *Hordeum brevisubulatum* to drought stress[J]. Arid Zone Research, 2019, 36(4): 909-915.]

[39] 杨育苗, 蒋志荣, 安力. 干旱胁迫下旱砂地籽瓜生理响应及其抗旱性评[J]. 干旱区研究, 2018, 35(3): 735-742. [Yang Yumiao, Jiang Zhirong, An Li. Physiological response and drought resistance of seed watermelons in dry sandy land[J]. Arid Zone Research, 2018, 35(3): 735-742.]

[40] 陈亚鹏, 陈亚宁, 李卫红, 等. 塔里木河下游干旱胁迫下的胡杨生理特点分析[J]. 西北植物学报, 2004, 24(10): 1943-1948. [Chen Yapeng, Chen Yaning, Li Weihong, et al. Analysis on the physiological characteristic of *Populous euphratica* under drought stress in the lower reaches of Tarin River[J]. Acta Botanica Boreal-Occidentalia Sinica, 2004, 24(10): 1943-1948.]

[41] 吴志华, 曾富华, 马生健, 等. 水分胁迫下植物活性氧代谢研究进展(综述 I) [J]. 亚热带植物科学, 2004, 33(2): 77-80. [Wu Zhihua, Zeng Fuhua, Ma Shengjian, et al. Areview of advances in active oxygen metabolism in plants under water stress[J]. Subtropical Plant Science, 2004, 33(2): 77-80.]

[42] Matysik J, Alia, Bhalu B, et al. Molecular mechanisms of quenching of reactive oxygen species by proline under stress in plants[J]. Current Science, 2002, 82(5): 525-532.

[43] Andrade C A, de Souza K R D, de Oliveira Santos M, et al. Hydrogen peroxide promotes the tolerance of soybeans to waterlogging [J]. Scientia Horticulturae, 2018, 232: 40-45.

[44] Jardim-Messeder D, Caverzan A, Rauber R, et al. Thylakoidal APX modulates hydrogen peroxide content and stomatal closure in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Environmental and Experimental Botany,

2018, 150: 46-56.

[45] 吴麟, 张伟伟, 葛晓敏, 等. 植物对水淹胁迫的响应机制研究进展[J]. 世界林业研究, 2012, 25(6): 27-33. [Wu Lin, Zhang Weiwei, Ge Xiaomin, et al. A review of the response mechanisms of plants to waterlogging stress[J]. World Forestry Research, 2012, 25(6): 27-33.]

[46] 汪贵斌, 蔡金峰, 何肖华. 涝渍胁迫对喜树幼苗形态和生理的影响[J]. 植物生态学报, 2009, 33(1): 134-140. [Wang Guibing, Cai Jinfeng, He Xiaohua. Effect of waterlogging stress on morphology and physiology of *Camptotheca acumnata*[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2009, 33(1): 134-140.]

[47] 何嵩涛, 刘国琴, 樊卫国. 银杏对水涝胁迫的生理反应(I): 水涝胁迫对银杏膜脂过氧化作用及保护酶活性的影响[J]. 山地农业生物学报, 2000, 19(4): 272-275. [He Songtao, Liu Guoqin, Fan Weiguo. Physiological response to flooding stress on ginkgo (I): A study on membrane lipid peroxidation and cell protective enzyme activity effects of ginkgo under flooding stress[J]. Journal of Mountain Agriculture and Biology, 2000, 19(4): 272-275.]

Effects of flood overtopping on leaf osmotic adjustment substances and antioxidant enzyme activities of natural *Populus euphratica* forest in the middle reaches of the Tarim River

WANG Xin-ying[1,2], SHI Jun-hui[1,2], LIU Mao-xiu[1,2], BAI Li-li[1,2], Aijier Abula[1,2]

(1. *Xinjiang Academy of Forestry Urumqi 830046, Xinjiang, China*; 2. *Xinjiang Tarim Poplus Riparian Forest Ecosystem National Positioning Observation and Research Station in Tarim River of Xinjiang, Urumqi* 830046, *Xinjiang, China*)

Abstract: In this study, we examined the natural *Populus euphratica* forest growing along the middle reaches of the Tarim River. We evaluated the characteristics of leaf osmotic adjustment substances and antioxidant enzyme activities of *P. euphratica* under flooding conditions using in situ sampling methods to elucidate the physiological mechanisms of water-resistant natural forests. In the initial stage of flood overtopping (8 d), Na^+ content, K^+ content, free proline (Pro) content, soluble sugar (SS) content, and superoxide dismutase (SOD) activity in the leaves of *P. euphratica* decreased, and Cl^- content, soluble protein (SP) content, peroxidase (POD) activity, and catalase (CAT) activity increased, indicating that leaf osmotic potential was maintained by increasing the content of osmotic adjustment substances such as Cl^- and SP. Moreover, plant resistance was enhanced by increasing the activities of POD and CAT enzymes to eliminate reactive oxygen species accumulated as a result of flooding stress. After 18 d of flood overtopping time, K^+ content, Cl^- content, SS content, SP content, and SOD activity in the leaves increased, while Na^+ content, Pro content, POD activity, and CAT activity all decreased, indicating that the plants enhanced stress resistance by increasing the K^+, SS, and SP content and improving SOD activity in response to the intensification of flooding stress. After 35 d of flood overtopping time, Na^+ ions accumulated in the leaves of *P. euphratica* and SS content, SOD activity, POD activity, and CAT activity decreased to levels comparable to those before the flood. In summary, *Populus euphratica* strengthens plant resistance through osmotic adjustment substances and antioxidant enzyme systems in response to the stress of flood overtopping. Among the osmotic adjustment substances, Na^+, K^+, and SP contributed throughout the flood overtopping, whereas Cl^- and SS played a role in the early and middle stages of overtopping to maintain the balance of leaf vacuole infiltration potential. In the antioxidant enzyme system, POD and CAT contributed more to reducing reactive oxide species accumulation in the early stage of overtopping, and SOD played a stronger clearing role in the late stage of overtopping.

Keywords: *Populus euphratica*; flood overtopping; osmotic adjustment substances; antioxidant enzyme activities; Tarim River